

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra Botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Význam fotosyntetické asimilace klasu a praporcového listu

Bakalářská práce

Autor práce: Matěj Šmejkal
Obor studia: Pěstování rostlin

Vedoucí práce: Ing. Helena Hniličková Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Význam fotosyntetické asimilace klasu a praporcového listu" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.4.2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Heleně Hnilíčkové, Ph.D. za užitečné rady, ochotu, trpělivost a odborné vedení při zpracování této práce.

Význam fotosyntetické asimilace klasu a praporcového listu

Souhrn

Ječmen a pšenice jsou z hlediska rostlinné produkce jedny z nejvýznamnějších zemědělských plodin. Fotosyntéza je zodpovědná za veškerou potravu spotřebovanou na celém světě. Praporcový list bývá označován jako nejdůležitější fotosynteticky aktivní orgán obilovin, jelikož zajišťuje množství asimilátů, které jsou vyžadovány pro období plnění zrna. Avšak, v posledních letech na významu nabývá také fotosyntéza klasu. Rychlost asimilace praporcového listu a klasu těchto obilovin se odvíjí od celé řady okolností, zejména intercepce slunečního záření, architektury porostu a komplexního působení minerální výživy a abiotických faktorů.

V rámci experimentu byly vzorové rostliny pšenice a ječmene pěstovány v PVC nádobách v běžném zahradním substrátu v tepelně kontrolovaných podmínkách, v experimentálním skleníku v rámci Katedry Botaniky a fyziologie rostlin, FAPPZ. Během celého růstu a vývoje rostlin byla uskutečněna morforegulace (CCC), dále byla zajištěna optimální minerální výživa prostřednictvím Hauglandova živného roztoku a také byla prováděna ochrana podle potřeby rostlin.

Cílem práce bylo stanovit a porovnat rychlost asimilace klasu a praporcového listu uvedených obilovin. Výsledky ukazují, že nejvíce fotosynteticky aktivním orgánem u pšenice byl praporcový list ($15,8476 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$) a u ječmene dosahoval nejvyšší asimilační rychlosti podpraporcový list ($5,18728 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$).

Klíčová slova: fotosyntéza, ječmen, pšenice, morfologie, ontogeneze, sluneční záření, abiotické faktory

The role of photosynthetic assimilation of the spike and flag leaf

Summary

Barley and wheat are among the most important agricultural crops in terms of crop production. Photosynthesis is responsible for all the food consumed worldwide. The flag leaf is often referred to as the most important photosynthetically active organ of cereals, as it provides the amount of assimilates required for the grain filling period. However, in recent years, ear photosynthesis has also become increasingly important. The rate of assimilation of the flag leaf and ear of these cereals depends on a number of circumstances, in particular the interception of solar radiation, the architecture of the stand and the complex action of mineral nutrition and abiotic factors.

In this experiment, the sample wheat and barley plants were grown in PVC containers common garden substrate under thermally controlled conditions in an experimental greenhouse within the Department of Botany and Plant Physiology, FAPPZ. Throughout the growth and development of the plants, morphoregulation (CCC) was carried out, as well as optimal mineral nutrition was provided through Haugland nutrient solution and also protection was carried out according to the needs of the plants.

The objective of the study was to determine and compare the assimilation rate of ear and flag leaf of the above mentioned cereals. The results showed that the most photosynthetically active organ in wheat was the flag leaf ($15.8476 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$) and in barley was achieved the highest assimilation rate by the penultimate leaf ($5.18728 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$).

Keywords: photosynthesis, barley, wheat, morphology, ontogeny, solar radiation, abiotic factors

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Cíl práce.....	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Sluneční záření	10
3.1.1	Absorpce, transmise a reflexe	10
3.1.2	Spektrum slunečního světla.....	10
3.1.3	Přímé a difúzní záření	11
3.2	Fotosyntéza obecně.....	12
3.2.1	Primární fáze fotosyntézy	12
3.2.2	Sekundární fáze fotosyntézy.....	13
3.3	Abiotické faktory.....	14
3.3.1	Voda	14
3.3.2	Teplota	15
3.3.3	Světlo	16
3.3.4	Minerální výživa	17
3.3.5	Vliv zvýšené koncentrace CO ₂	17
3.4	Architektura porostu	18
3.5	Fotosyntetická asimilace praporcového listu a klasu	20
4	Metodika	24
5	Výsledky	26
6	Diskuze	28
7	Závěr	31
8	Literatura.....	32

1 Úvod

U obilovin typu C_3 , jako je pšenice a ječmen bylo plnění zrna tradičně vysvětlováno získáváním asimilátů ze současné fotosyntézy praporcového listu a retranslokací fotoasimilátů uložených ve stéblech (Tambussi et al. 2021).

V minulosti byla fotosyntéza praporcového listu považována za hlavní zdroj asimilátů pro plnění zrna, přestože o roli fotosyntézy klasu v produktivitě C_3 obilovin se vedou debaty již spoustu let (Tambussi et al. 2007).

V posledních desetiletích se objevuje názor, že k plnění zrna přispívá i fotosyntéza klasu. Výhodou klasu jako fotosynteticky aktivního orgánu může být jeho blízkost k zrnům, která jsou konečným sinkem, dále je posledním orgánem, který během období plnění zrna odumírá a rovněž umístění fotosyntetických pletiv klasu na vrcholu porostu, mu zajišťuje vyšší úroveň ozáření, než dosahují listy (Tambussi et al. 2021).

2 Cíl práce

Velikost asimilační plochy má význam pro tvorbu výnosu. Praporcový list představuje hlavní výnosotvorný list obilovin. Nemalá role je rovněž přisuzována klasu. Cílem práce je porovnat rychlost asimilace praporcového listu a klasu pšenice a ječmene v období po vymetání klasu, s hypotézou, že rychlost asimilace praporcového listu bude dosahovat vyšších hodnot než rychlost asimilace klasu.

3 Literární rešerše

3.1 Sluneční záření

Sluneční záření (sluneční světlo) je včetně živin a vody esenciální požadavek pro rostlinný růst. Listové orgány absorbují světlo, které využívají jako zdroj energie ve fotosyntetickém procesu. Schopnost plodiny pohlcovat sluneční záření je úměrná ploše listů na jednotku obsazené plochy, respektive indexu listové plochy (LAI) (Swami 2017).

Tok slunečního záření na vnější hranici zemské atmosféry, který přichází na povrch kolmo ve směru slunce při střední vzdálenosti mezi Zemí a Sluncem je nazýván solární konstantou. Její hodnota činí $1\,370\text{ Wm}^{-2}$ (Al-Rajab 2021). Sluneční radiace je soubor elektromagnetického záření emitovaného Sluncem (Swami 2017).

3.1.1 Absorpce, transmise a reflexe

Sluneční záření dopadající na povrch listů se buď odráží (reflexe), je pohlcováno (absorpce), nebo listem prochází (transmise). Charakter a množství reflexe, absorpce a transmise závisí na vlnové délce záření, úhlu dopadu, drsnosti povrchu a rozdílech v optických vlastnostech a biochemickém obsahu listů. První kontakt dopadajícího záření je kontakt s povrchem listů, který se skládá z kutikuly a epidermálních vrstev. Některé listy mají nad kutikulou také vosk a/nebo trichomy, které mění podíl světla reflektovaného nebo absorbovaného listem. Vztah mezi slunečním zářením a rostlinami může být rozdělen do 3 kategorií, a to na tepelné účinky, fotosyntetické účinky a fotomorfogenní účinky záření. Více než 70 % dopadajícího slunečního záření absorbovaného rostlinami se přeměňuje na teplo a využívá se k udržování teploty rostlin a k transpiraci (Ali et al. 2013).

Fotosynteticky aktivní záření (Photosynthetically active radiation) se využívá při fotosyntéze a k přeměně na vysokoenergetické organické sloučeniny. Optické vlastnosti listů v oblasti PAR závisí na řadě faktorů jako jsou podmínky záření, druh, tloušťka listu, struktura povrchu listu, obsah chlorofylu a karotenoidů v listech, vnitřní struktura listu a obsah sušiny na jednotku plochy listu (Ross, 1981).

3.1.2 Spektrum slunečního světla

Solárním spektrem slunečního záření jsou rozlišovány tři odpovídající intervaly: ultrafialové, viditelné (PAR) a infračervené. Ze světla, které přichází na zemský povrch, tvoří infračervené záření 49,4 %, přičemž viditelné záření tvoří 42,3 %. Ultrafialové záření tvoří z celkového záření jen málo, přes 8 % (Swami 2017).

UV záření tvoří pásma kratších vlnových délek (360 nm), obsahuje velké množství energie a interaguje s molekulárními vazbami a je absorbováno horními atmosférickými vrstvami, zvláště pak vrstvou ozonu. Viditelné záření náleží viditelné oblasti spektra s délkami vln mezi 360 nm (fialová) a 760 nm (červená). Infračervené záření spadá do oblasti s vlnovými

délkami v rozmezí 760 až 4000 nm, tedy delším vlnovým délkám, a je s ním spjato malé kvantum energie. Jeho absorpce zvyšuje pohyb molekul, což má za důsledek zvýšení teploty (Campilo 2012).

Fotosynteticky aktivní záření, je světlo o vlnových délkách 400–700 nm a představuje část světelného spektra, kterou rostliny využívají k fotosyntéze. Fotosyntetický fotonový tok (PPFD) je definován jako hustota fotonového toku PAR (Carruthers et al. 2001).

Obvykle se definuje v molech fotonů na jednotku povrchu listu za jednotku času ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $\mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Al-Rajab 2021).

Reakce rostliny se liší podle vlnové délky, přičemž hlavním pigmentem, který absorbuje světlo, je chlorofyl, dalšími přídatnými pigmenty jsou β -karoten a xantofyl anebo také žlutý karotenoid. V podstatě celé viditelné světlo je schopno pohánět fotosyntézu, ale neúčinnější jsou regiony od 400 nm do 500 nm a od 600 nm do 700 nm. Kromě toho má čistý chlorofyl velmi slabou absorpci, a to mezi 500 nm a 600 nm. Přídatné pigmenty doplňují absorpci světla v této oblasti a tím doplňují chlorofyly. V oblastech 620-700 nm (červená) je vyšší absorpce pásem chlorofylu. Při 510–620 nm (oranžová, červeno-žlutá) je fotosyntetická aktivita nízká a při 380–510 nm (fialová, žluto-zelená) má nejvíce energie, kdy dochází k silné absorpci chlorofylu (Swami 2017).

3.1.3 Přímé a difúzní záření

Sluneční záření může být členěno na dvě kategorie, kterými jsou přímé a difúzní záření. Záření difúzní je takové, které bylo přirozeně nebo uměle rozptýleno, kdežto záření přímé padá na povrch bez rozptýlení. Tímto způsobem je možné záření přímé sledovat jako kolimované s původem v jednom bodu, a naopak záření difúzní jako přicházející ze všech směrů. Aerosoly a mraky bývají obvykle esenciálními činiteli působícími na podíl záření v atmosféře (Durand et al. 2021).

Pod přímým paprskem světla jsou listy v horní části porostu většinou fotosynteticky nasycené, nicméně listy v dolní části porostu jsou zastíněné a světlo je redukováno.

Difúzní světlo rozděluje fotosynteticky aktivní záření rovnoměrněji na všechny listy v porostu, což zvyšuje celkovou rychlost fotosyntézy (Gu et al. 2002; Brodersen et al. 2008).

Spektrální kvalita přímého světla závisí na výšce slunečního svitu, zatímco rozptýlené světlo je na výšce slunečního svitu obecně nezávislé (Navrátil et al. 2007; Brodersen et al. 2008).

Brodersen et al. (2008) také uvádějí, že fotosyntéza na úrovni listů u slunečních listů rostlin C_3 i C_4 může být o 10–15 % vyšší při přímém světle ve srovnání s ekvivalentním absorbovaným zářením difúzního světla. Listy pěstované na vysokém osvětlení vykazovaly výrazné zvýšení fotosyntézy na přímém světle, zatímco listy přizpůsobené stínu nevykazovaly preferenci přímého nebo difúzního světla při žádné intenzitě záření.

Listy, které se vyvíjejí za vysokého osvětlení, bývají často tlusté a absorpce světla je rozložena do mnoha buněčných vrstev, což výrazně zvyšuje množství uhlíku, které může být fixováno na jednotku listové plochy. V přírodě je světlo málokdy konstantní a listy jsou často vystaveny příliš malému nebo příliš velkému množství světla (Vogelmann & Gorton 2014).

Rostlinný pokryv je místem fyzikálních a biochemických procesů spojených se suchozemskou biosférou. Funkční a strukturální vlastnosti rostlinných porostů jsou závislé na druhovém složení, mikroklimatických podmínkách, dynamice živin atd. Listová plocha v porostu je dominantní hnací silou primární produkce, využití vody a živin, výměny energie a dalších fyziologických funkcí. LAI (leaf area index) je měřítkem obsahu listů v porostu, které se běžně používá při studiu vegetace a ekosystémů. LAI neboli index listové plochy vyjadřuje celkovou plochu jedné strany listového pletiva na jednotku plochy půdního povrchu, což z ní v podstatě činí bezrozměrnou veličinu, která charakterizuje plochu porostu v rámci ekosystému (Bréda 2008).

3.2 Fotosyntéza obecně

Fotosyntéza je proces, při kterém organismy přeměňují světelnou energii na energii chemickou ve formě redukční energie (jako NADPH nebo NADH) a ATP a využívají tyto chemické látky k fixaci oxidu uhličitého a redukci za vzniku sacharidů. U oxygenních fotosyntetických organismů, včetně vyšších rostlin, je zdrojem redukčních ekvivalentů H₂O, přičemž se jako vedlejší produkt uvolňuje O₂. Celkovou reakci oxgenní fotosyntézy lze vyjádřit takto: $CO_2 + 2H_2O = (CH_2O) + H_2O + O_2$ (Bowyer & Leegood 1997).

Fotosyntézu lze chápat jako tři oddělené komponenty. Světelné reakce, ve kterých dochází k absorpci slunečního záření a její přeměně na vysoce energetické sloučeniny ATP s NADPH, temnostní reakce, které zahrnují biochemickou redukci CO₂ na sacharidy použitím energeticky bohatých látek vytvořených v primárních reakcích a fixaci CO₂ z okolního vzduchu na určité místo v chloroplastech (Jones 1983).

3.2.1 Primární fáze fotosyntézy

Hlavní potřebou pro průběh fotosyntézy je absorpce slunečního záření v chloroplastech. Míra využití chlorofylu je závislá na koncentraci fotosyntetických pigmentů, zejména chlorofylu. Začátkem fotosyntetického procesu je absorpce chloroplastů fotosynteticky využitelného záření (Larcher 1988). Přenos elektronů z vody na NADP⁺ je řízen dvěma po sobě jdoucími fotochemickými reakcemi ve dvou rozdílných typech reakčních center, které se jmenují Fotosystém II (PSII) a Fotosystém I (PSI). Oba fotosystémy jsou propojeny řetězcem pro přenos elektronů, který zahrnuje další integrální membránový komplex, komplex cytochromu b⁶f (Bowyer & Leegood 1997).

Jedná se o multiproteinové komplexy, které na sebe vážou velké množství kofaktorů včetně chlorofylů pro absorpci světla a redoxně aktivních kofaktorů pro reakce přenosu elektronů. Tyto tři komplexy jsou elektrochemicky propojeny v sérii, mobilním nosičem elektronů plastochinonem (spojujícím PSII a Cyt b⁶f) a plastocyaninem (spojujícím Cyt b⁶f a PSI). Tento řetězec se nachází v membránovém systému vysoké trojrozměrné složitosti, v tylakoidech. Ty oddělují vnitřní část chloroplastů na lumen uvnitř tylakoidů a stroma vně (Pfannschmidt & Yang 2012).

Fotosystém I se skládá z řady pigmentů s přesným strukturním uspořádáním. Převládající složkou mezi nimi je chlorofyl a (Poměr chlorofylu a ku chlorofylu b je přibližně 6:1). Reakčním centrem systému je chlorofyl – a – bílkovinný komplex s maximem absorpce při 700 nm, proto se také nazývá P₇₀₀. Fotosystém II obsahuje větší podíl chlorofylu b a chlorofyl – a – bílkovinný komplex s maximální absorpcí 680 nm. Oba systémy obsahují i doplňkové pigmenty (např. karotenoidy). Ultrastruktura chloroplastů a obsah barviv jsou přizpůsobené světelnému režimu. Po absorpci světelných kvant uvolňuje P₇₀₀ elektrony využívané pro redukci NADP⁺. Elektrony, které jsou nezbytné pro zpětnou redukci chlorofylu jsou získány pomocí fotolýzy vody, tj. Hillovou reakcí. Při fotolýze vody dochází k uvolnění kyslíku, který následně vstupuje do fotosyntetické výměny plynů. Fotosystém II přečerpává hydrolyticky získané elektrony na vyšší energetickou hladinu a dodává je do P₇₀₀. Jedná se o necyklický transport elektronů a dochází ke vzniku ATP. Elektrony, které jsou uvolněny P₇₀₀ se také mohou vracet na oxidovanou molekulu chlorofylu cestou přes několik redoxních systémů. I při tomto cyklickém transportu elektronů dochází k tvorbě ATP (cyklická fosforylace). Výtěžek fotochemických reakcí závisí na energii světelného záření, která sama závisí na vlnové délce přijatého pohlceného záření. energii a redukující schopnosti získané v primárních reakcích rostliny využívají k redukci oxidu uhličitého při syntéze uhlíkatých sloučenin s vysokým obsahem energie. Zmíněná reakce probíhá ve stromatu chloroplastů a začíná vazbou CO₂ na akceptor. Rychlost karboxylace, tj. rychlosti zpracování přijatého CO₂ závisí na přísunu CO₂, koncentraci akceptoru a na aktivitě enzymu, která je navíc závislá na teplotě, vodním potenciálu buňky, dostupnosti minerálních látek, stupni vývoje a aktivitě rostliny. U většiny rostlin je akceptorem CO₂ pentózafosfát – ribulóza-1,5bisfosfát (RuBP). (Larcher 1988).

3.2.2 Sekundární fáze fotosyntézy

Calvinův cyklus je primární cestou fixace uhlíku v chloroplastech C₃ rostlin. Má se za to, že se skládá ze tří etap: první etapou je karboxylace akceptorové molekuly CO₂, ribulosa-1,5bisfosfátu (RuBP), enzymem ribulosa-1,5bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza (Rubisco), výsledkem této fáze je tvorba 3-fosfoglycerátu (PGA). Druhou fází je fáze redukční, při které vznikají triosafosfáty za spotřeby ATP a NADPH. Poslední fází cyklu je regenerační fáze, kdy se triosové fosfáty použijí k výrobě enzymu Rubisca. V cyklu jsou triosové fosfáty zásadními meziprodukty a jsou také k dispozici pro alokaci do biosyntetické dráhy škrobu nebo sacharózy (Tamoai et al. 2005; Raines 2003).

Většina zemědělských plodin používá C₃ cestu asimilace, včetně všech obilovin mírného pásma, jako je ječmen a pšenice (Jones 1983).

3.3 Abiotické faktory

3.3.1 Voda

Vodní nedostatek je nejvíce limitujícím faktorem pro rostliny, jelikož má schopnost snižovat aktivitu všech enzymů a také zpomaluje rostlinný růst. Příčinou nedostatku vody bývají nejčastěji klimatické poměry a průběh počasí. Vlastní příjem vody závisí také na množství živin v půdě, půdní reakci a také bývá často ovlivněn zasolením (Hnilička et al. 2002). Mnoho studií uvádí, že během stresu způsobeného suchem je první reakcí rostlin uzavření průduchů, což má za důsledek snížení čisté asimilace CO₂ a v konečném důsledku tak působí na fotosyntézu (Sharma et al. 2020).

Hajiboland et al. (2017) uvádí, že uzavření stomat není jediným vlivem zodpovědným za snížení rychlosti fotosyntézy, ale dokonce existují i některé nestomatální mechanismy ovlivňující fotosyntézu při stresu suchem. K nestomatální inhibici může dojít u některých druhů i při zvýšeném působení CO₂ v mezibuněčném prostoru, což je příčinou jejich uzavření anebo fotoinhibicí. Zavírání průduchů omezuje výměnu CO₂ a O₂, čímž se snižuje rychlost fotosyntézy i dýchání (Hnilička et al. 2002).

Silné sucho však neovlivňuje pouze fotosyntézu uzavřením stomat, ale také způsobuje degradaci proteinů, což má za důsledek omezení enzymu Rubisco, jehož koncentrace tím klesá, neobnovuje se, a nakonec silně zpomaluje fotosyntetickou asimilaci CO₂ a narušuje reakční centrum PS II (Reddy et al. 2004). Ukázalo se, že fotochemické reakce spojené s PS II jsou vůči stresu náchylnější než reakce spojené s PS I. (Ivlev 2014).

Příjem CO₂ je ovlivňován uzavřením stomat, změnou aktivitou enzymů fixujících CO₂, narušením membrán a sníženou syntézou ATP, která zpomaluje aktivitu Rubisco tím, že působí na regeneraci RuBP. Snížení regulace fotosyntézy bylo pozorováno také v důsledku negativního vlivu sucha na PS II, a to snížením kvantového výtěžku PS II v rostlinách (Sharma et al. 2020).

Rostlina na nedostatek vody reaguje tvorbou řady látek, které slouží pro zvýšení osmotického tlaku v buňkách, například se zvyšuje koncentrace kyseliny abscisové (ABA) (Swamy & Smith 1999).

Quarrie, Jones (1977) ve své studii uvádí, že ve srovnání s kontrolními rostlinami, ABA i vodní stres snížily průměrnou velikost buněk, snížily počet průduchů na list a zvýšily produkci trichomů na list u jarní pšenice. Při stresu suchem vyrovnává ABA stomatální vodivost a rychlost transpirace, což vede k prevenci nadměrných ztrát vody (Sharma et al. 2020).

Stejně jako stres ze zasolení, způsobuje i stres ze sucha nejen velké poškození fotosyntetických pigmentů, ale vede také k poškození tylakoidních membrán. U rostlin vystavených stresu suchem se tedy očekává snížení fotosyntetické kapacity. Snížení obsahu Chl je běžně pozorovaným jevem při stresu suchem (Ashraf & Harris 2013).

3.3.2 Teplota

Sluneční záření není pro rostliny pouze zdrojem světelné energie, ale také mění teplotu vzduchu obklopujícího rostliny a ohřívá jejich povrch (Hnilička et al. 2002). Globální zvyšování teploty je v současnosti jedním z největších problémů, které ovlivňují přežití rostlin. Zvýšení teploty nad určitou prahovou hodnotu narušuje buněčnou homeostázu a metabolismus rostlin, snižuje růst rostlin, biomasu a konečné složky výnosu (Muhammad et al. 2021).

Teplota nízká nebo mrazivá ovlivňuje fotosyntetická kritéria, jako je stomatální vodivost, rychlost transpirace, cyklus redukce uhlíku a tylakoidní transport elektronů (Hou et al. 2016). Nízké teploty snižují fotosyntézu a transpiraci z důvodu pomalého či částečného otevírání průduchů (Hnilička et al. 2002). Fotosyntéza je zvláště velmi citlivá na tepelný stres (Muhammad et al. 2021). U pšenice způsobuje tepelný stres narušení tylakoidních membrán, čímž inhibuje činnost membránových přenašečů elektronů a enzymů, což v závěru vede ke snížení rychlosti fotosyntézy (Ristic et al. 2008).

Řada reportů uvádí, že rostliny vystavené vysokoteplotnímu stresu vykazují sníženou biosyntézu chlorofylu. Zhoršená biosyntéza Chl je prvním z procesů probíhajících v plastidech ovlivněných vysokou teplotou. Menší akumulace Chl u rostlin vystavených vysokoteplotnímu stresu může být způsobena zhoršenou syntézou Chl nebo její zrychlenou degradací, případně kombinací obou jevů. Inhibice biosyntézy Chl při vysokoteplotním režimu je důsledkem destrukce škály enzymů zapojených do mechanismu biosyntézy Chl. Celkově různá stresová prostředí, včetně zasolení, horka a sucha, způsobují obecně významnou redukci obsahu důležitých fotosyntetických pigmentů, zejména Chl. Rozsah těchto jevů ovšem závisí na druhu, odrůdě, délce vystavení rostliny stresu a toleranci vůči stresu. Snížení množství fotosyntetických pigmentů, ať už v důsledku poškození biosyntézy pigmentů nebo jejich destrukce, může u většiny rostlin vést k poškození přenosu elektronů, a tím ke snížení fotosyntetické kapacity (Ashraf & Harris 2013).

Předpokládá se, že stresové faktory poškozují fotosyntetické pigmenty přítomné ve fotosystémech, jehož důsledkem je snížená účinnost absorpce světla obou fotosystémů (PSI a PSII) při pohlcování světla, a tedy již zmíněné snížení fotosyntetické kapacity (Zhang et al. 2011; Ashraf & Harris 2013).

Klíčový význam má závislost uzavírání a otevírání stomat na teplotě, protože ovlivňuje tok CO₂ z atmosféry do listů. Vysoká teplota způsobuje zvýšení transpirace, což vyvolává uzavírání stomat. To má nepřímý vliv na fotosyntetickou fixaci oxidu uhličitého rostlinami. Kromě toho aktivita enzymů podílejících se na asimilaci CO₂ také vykazuje závislost na teplotě, což může mít škodlivý vliv na aktivitu karboxylázy a oxygenázy Rubisco (Balla et al. 2014). Enzym Rubisco vyšších rostlin je sice tepelně stabilní, nicméně ztráta aktivity, při zvýšené teplotě je způsobena aktivázou Rubisco, která je na zvýšenou teplotu extrémně citlivá (Allakhverdiev et al. 2008).

3.3.3 Světlo

Světlo je jedním z nejdůležitějších faktorů prostředí pro růst a vývoj rostlin (Wang et al. 2017). Nicméně, při vysokých nebo nízkých hladinách je světlo považováno také za stresový faktor s obrovským dopadem na růst rostlin. Stav světla jako stresu vzniká v důsledku jeho nadměrné absorpce ve srovnání s jeho potřebou pro fotosyntézu (Demmig-Adams & Adams 1992). Nadměrná absorpce slunečního světla může způsobit tvorbu kyslíkových radikálů (ROS). ROS mohou poškodit fotosyntetický aparát, zejména PS II, což způsobuje fotoinhibici v důsledku nerovnováhy ve fotosyntetických redoxních signálních drahách a zpomalení opravy PS II (Gururani et al. 2015).

Fluktuace intenzity světla má rovněž dopad na odlišné biochemické a fyziologické procesy rostlin. Růst rostlin je negativně ovlivněn při extrémně nízké intenzitě světla z důvodu nedostatku energie a při extrémně vysoké intenzitě světla může docházet také k fotoinhibici následkem přetížení světloběrného systému (Pascual et al. 2017).

Fotoinhibice může být definována jako omezení fotosyntetické kapacity rostlin (Demmig-Adams & Adams 1992) a vyčerpání koncentrace pigmentů v důsledku nadměrného světla (Powles 1984). Účinky fotoinhibice jsou často vnímány, když světelná energie převyšuje fotosyntetickou kapacitu. Při vysokém světelném stresu dochází k výraznému snížení rychlosti fotosyntézy a kvantové účinnosti, které jsou doprovázeny narušením hlavního fotosyntetického aparátu i poté, co se světlo normalizuje (Sharma et al. 2020).

Důsledkem fotoinhibice je funkční selhání reakčních center PS II (Gururani et al. 2015), doprovázené rozptýlením tepla. Vysoká intenzita světla také způsobuje pokles mitochondriální aktivity a snížení fotochemické účinnosti doprovázené vysokou emisí rozptýlené energie ve formě fluorescence nebo tepla, což vede k poškození PS I a PS II. I slabé osvětlení má na rostliny mnoho negativních dopadů, jako je snížení účinnosti fotosyntézy, ztížený metabolismus uhlíku a dusíku a zvýšený oxidační stres (Sharma et al. 2020).

Yang et al. (2021) sledovali vliv slunečního záření na akumulaci a přenos sušiny u hybridů kukuřice XY335 a ZD958, kdy úrovně zastínění byly u těchto hybridů 15 % (S1), 30 % (S2) a 50 % (S3) přirozeného světla a při žádném zastínění (tzv. kontrolní rostliny). Výsledky ukázaly, že výnosy běžně pěstovaných odrůd XY335 a ZD958 při S1, S2 a S3, tedy při zvyšujícím se zastínění, byly o 7,3, 21,2 a 57,6 %, nižší než výnosy kontrolní. Také translokace suché hmoty vegetativních orgánů a její podíl na zrně stoupaly se zvyšujícím se úrovní zastínění při různých hustotách pěstování.

Nízké osvětlení také způsobuje snížení účinnosti vodivosti průduchů a v důsledku toho se v listech rostlin prudce zvedá mezibuněčná koncentrace CO₂, což vede k inhibici fotosyntézy. Další fotosyntetické parametry, jako je čistá rychlost fotosyntézy, stomatální konduktivita, rychlost transpirace, účinnost a využití vody, maximální kvantová účinnost fotosystému II, jsou při nízkém světelném stresu také zpomalovány (Sharma et al. 2020).

Fotosyntetizující organismy jsou tedy choulostivé k poškození způsobenému zářením, nicméně stupeň zranitelnosti se odvíjí také na dalších vlivech, jako je genotyp i fenotyp organismů společně s fyziologickými reakcemi a okolním prostředím (Sharma et al. 2020).

3.3.4 Minerální výživa

Vliv minerálních živin na fotosyntézu (i dýchání) je neobyčejně proměnlivý (Larcher 1988). Rostliny jsou závislé na stálém přísunu specifických makroživin (N, K, Ca, Mg, P, S) a mikroživin (Fe, Mn apod.) nejen pro správný růst a přežití, ale mnohé z nich jsou esenciální pro fotosyntézu. Fosfor (P) je nezbytný pro syntézu energetických látek jako ADP a ATP, nukleových kyselin a fosfolipidů, které se nacházejí v chloroplastu, a jeho nedostatek ovlivňuje přenos energie během fotosyntézy (Therby-Vale et al. 2022).

Nedostatek N zas ovlivňuje produktivitu rostlin tím, že snižuje fotosyntézu, listovou plochu a životnost zelených listů. Většina dusíku u rostlin je obsažena v chloroplastech ve formě Rubisca, proteinů fotosystému a molekul chlorofylu, které obsahují čtyři atomy N v tetrapyrrolovém řetězci (de Bang et al. 2021).

Při silném nedostatku dusíku klesá rychlost fotosyntézy téměř u všech rostlin. Jelikož se snižuje stomatální vodivost mezofylových buněk a buněk svazkových pochev, což ovlivňuje mezibuněčnou koncentraci CO₂. Dále se snižuje obsah bioenergetických a světlosběrných bílkovin, které následně inhibují rychlost transportu elektronů a zvyšuje se světelná energie rozptýlená ve formě tepla. Rovněž klesá obsah a aktivita fotosyntetických enzymů, což má za důsledek snížení rychlosti karboxylace (Mu & Chen 2021).

Železo (Fe) je také nezbytné jako kofaktor v komplexech fotosystému a je přítomné téměř ve všech složkách řetězce pro přenos elektronů v chloroplastu. Nedostatek Fe snižuje fotochemickou kapacitu tím, že zmenšuje počet fotosyntetických jednotek na listovou plochu, což vede k chlorózám listů.

Mangan je také esenciální dvojmocný iont nezbytný pro funkci různých enzymů, včetně OEC (Oxygen evolving complex) komplexu, který umožňuje oxidaci vody ve fotosystému II (PSII). I síra je důležitá pro tvorbu tzv Fe-S klastrů (shluků), které fungují jako hlavní sink pro Fe a jsou nezbytné pro mnoho buněčných enzymatických reakcí. Fe-S klastry se nacházejí ve struktuře cytochromu b^{6f}, ferredoxinu a v reakčních centrech PSI (Therby-Vale et al. 2022).

3.3.5 Vliv zvýšené koncentrace CO₂

Prakticky všechen uhlík prochází jedním enzymem, Rubiscem, který zahajuje jak fotosyntetický cyklus redukce uhlíku, tak fotorespirační cyklus oxidace uhlíku. Substráty jsou CO₂ i O₂. U rostlin C₃ má Rubisco nízkou katalytickou aktivitu, pracuje pod svou K_m (Michaelisova konstanta) a je inhibován O₂. Zvýšení poměru CO₂ ku O₂ stimuluje fotosyntézu C₃ rostlin a inhibuje fotorespiraci. Obohacení o CO₂ obvykle produktivitu C₃ rostlin zvyšuje, u C₄ druhů je tento účinek jen okrajový (Bowes 1991).

Účinnost fotosystémů I a II (PS I a PS II) se při zvýšené koncentraci CO₂ zvyšuje a dobře koreluje s rychlostí fotosyntézy, kdy je produkováno více ATP a NADPH, tedy dvě

nejvýznamnější složky nezbytné k aktivaci fotosyntetických enzymů při zvýšené koncentraci CO₂ (Gamage et al. 2018).

Bylo prokázáno, že rostliny pšenice jarní, pěstované při zvýšené koncentraci CO₂, měly vyšší relativní kvantový výtěžek PS II a vyšší relativní kvantový výtěžek fixace CO₂ (Habash et al. 1995).

Gámez et al. (2020) uvádějí, že zvýšená koncentrace CO₂ v rostlinách s metabolismem fotosyntézy C₃, jako je pšenice, stimuluje rychlost fotosyntézy. I přesto má fotosyntéza tendenci klesat v závislosti na vystavení vysoké koncentraci CO₂ v důsledku downregulace fotosyntetického aparátu, kdy se tento úkaz jmenuje fotosyntetická aklimatizace. Zvýšený CO₂ má také rozdílný vliv na reakce praporcových listů a klasů. Výsledkem studie těchto autorů je, že klasy vykazovaly vyšší hrubou fotosyntézu a respiraci při srovnání s praporcovými listy.

Sinha et al. (2011) sledovali vliv zvýšené koncentrace CO₂ na fotosyntézu a metání u tří druhů pšenice patřících do různých ploidií – diploidní, tetraploidní a hexaploidní. Prokázali, že zvýšená koncentrace CO₂ konzistentně snižuje aktivitu PS I a PS II u všech tří zkoumaných druhů pšenice. Snižování regulace fotosyntézy může být přičteno zpětné inhibici z důvodu výrazně vyšší akumulace škrobu a celkových rozpustných cukrů v zrnech a listech. Navzdory již zmíněné fotosyntetické aklimatizaci se hmotnost sušiny rostlin při sklizni u všech tří druhů výrazně zvýšila. Obohacení o CO₂ také zpozdilo termín metání klasu a kvetení.

Zvýšení koncentrace CO₂ urychluje rychlost senescence praporcového listu pšenice v závislosti na fotosyntéze klasu. Pokud však byl klas hlavního stonku zakryt, senescence praporcových listů nebyla zvýšeným CO₂ urychlena. Klasy mají mnohem vyšší přírůstek čisté fotosyntézy než praporcové listy a role praporcových listů při porovnání s klasem se snížila v zásobování zrna asimilací C při zvýšené koncentraci CO₂. To naznačuje, že se zvyšujícím se obsahem CO₂ potřebuje zrno více dusíku než asimiláty uhlíku z praporcového listu, takže klesající tempo koncentrace dusíku a rozpustných bílkovin bylo v podmínkách zvýšeného CO₂ výrazně urychleno. To naznačuje, že velký nárůst čisté fotosyntézy v klasu urychlil plnění zrna, urychlil remobilizaci dusíku v praporcovém listu v důsledku větší kapacity zrna pro vstřebávání dusíku. Kromě toho v návaznosti na omezení sinku uhlíku v zrna omezil export sacharózy z praporcového listu a posílil koloběh cukru, což bylo signálem k urychlení senescence listů. Zvýšený CO₂ tedy následně urychluje senescenci praporcového listu (Zhu et al. 2009).

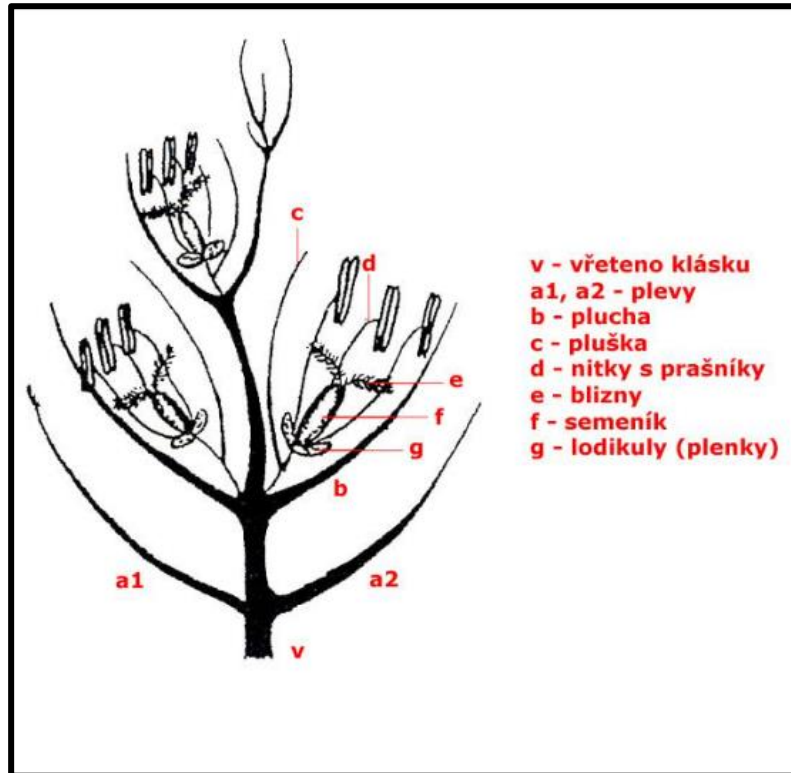
3.4 Architektura porostu

Architektura rostlin (porostu) je definována jako prostorová organizace rostlinného těla. U nadzemních částí rostliny zahrnuje způsob větvení, velikost, tvar a umístění listů a květních orgánů (Reinhardt & Kuhlemeier 2002). Struktura rostlin ovlivňuje absorpci, distribuci světla a propustnost vzduchu v porostu, což má vliv na klíčové fyziologické procesy, jako je fotosyntéza a následně pak působí i na výnosový potenciál (Huang et al. 2023).

Teoretické úvahy o struktuře porostu poukazují na výhody plodin s erektofilní konstrukcí porostu. Kde jsou všechny horní listy vzpřímené, spíše než při struktuře porostu, kde jsou všechny horní listy horizontální (planofilní), když je index listové plochy (LAI) před květem přibližně 3 (m²) nebo více. Výhodou vzpřímeně rostoucích listů je, že přes vzpřímené horní listy proniká více světelné energie ke spodním listům, a navíc je světlo od vzpřímených listů směřováno hlouběji do listového porostu. To by mělo vést k tomu, že větší část listové plochy bude nasycena světelným zářením, čímž se zvýší i účinnost využití záření (RUE) a tedy i tvorba biomasy. Na druhé straně planofilní porosty zachycují velkou část dopadajícího záření, ale brání světlu proniknout hlouběji do porostu. Celková fotosyntéza porostu a produkce biomasy by proto měla být vyšší v porostech s erektofilními listy. Výsledky studie výše uvedených autorů tyto teoretické úvahy potvrzují, populace linií pšenice jarní s nejvíce vzpřímenými listy měly o 24 % vyšší výnos zrna než populace linií planofilních (Richards et al. 2019).

Listy pšenice a ječmene jsou přisedlé, svou plochou objímají stéblo. Povrch čepele je krytý epidermis s kutikulou, kde jsou uloženy průduchy rovnoběžně v řadách s podélnou žilnatinou. Mezi spodní a horní epidermis je uložen mezofyl, který je u prvního listu tvořen houbovým parenchymem. U pšenice od třetího listu a ječmene od druhého listu se tvoří ramenovité palisády, což jsou vakualizované buňky s maximálně vyvinutými chloroplasty s vysokou fotosyntetickou schopností. U mladých listů mají chloroplasty maximálně vyvinutý vnitřní membránový systém, velká grana tvoří velký počet tylakoidů. Jejich množství je dáno podmínkami okolního prostředí, zvláště intenzitou světla. Čím je intenzita nižší, tím je gran méně s větším počtem tylakoidů a rovněž je větší obsah chlorofylu. Osa klasu je tvořena vřetenem, které je rozděleno na vřetenové články a kolénka. Na vřetenová kolénka přisedají klásky. Klásky jsou složeny z plev a kvítků. Bývají dvou až tříkvěté. Každý klásek po stranách kryjí dvě plevy, které jsou zakončeny buď zubem nebo osinkou. Morfologická terminologie uvádí plevy jako listeny. Květ je chráněn pluchou a pluškou (viz obr. 1). Plucha je listen podpůrný, pluška vznikla splynutím dvou okvětních lístků. Pluchy jsou veliké a na konci mohou mít osinu (pšenice, ječmen), osinku nebo jsou jen zašpičatělé. Osinky obsahují pod průduchy asimilační parenchym, který tvoří až polovinu pletiva osiny (Novák a kol. 1987).

Obrázek 1 (květenství C₃ obilovin – klas)



<https://adoc.pub/ele-lipnicovite-pohanka-pati-do-eledi-rdesnovitych-botanicka.html>

3.5 Fotosyntetická asimilace praporcového listu a klasu

Listy se podílejí především na fotosyntéze a jsou producenty a vývozci materiálu. Počet a velikost listů určují fotosyntetický potenciál rostliny a hrají důležitou roli při určování výnosu, reakcí na stres a odolnosti vůči patogenům. Díky své poloze, velmi blízko klasu a na povrchu pole, může praporcový list zachytit značné množství světelné energie, kterou přemění na sacharidy, jež se přemístí do zrn. Na rozdíl od ostatních listů v reprodukční fázi jsou praporcové listy hlavním orgánem fotosyntézy, který poskytuje zásadní asimilační zdroj pro růst rostlin a vývoj klasu, a také pro snímání podmínek prostředí příznivých pro adaptaci (Rádoi et al. 2022).

Mnoho studií poukazuje na význam jednoduchých morfologických charakteristik, jako je tvar, velikost, úhel, barva a životaschopnost praporcového listu obilovin, ve vztahu k výnosu. Kupříkladu výsledky spojující výnos s různými znaky u rýže prokázaly pozitivní korelaci s

morfologií praporcového listu, především s ohledem na plochu praporcového listu při použití 24 odrůd rýže (Tian et al. 2015).

Dále např. Austin et al. (1982), ve své studii měřili rychlost čisté fotosyntézy praporcových listů 15 genotypů pšenice a příbuzných druhů po celou dobu jejich života na neporušených listech rostlin pěstovaných na poli. Ve fázi, kdy byly rychlosti maximální, byly obecně nejvyšší u diploidních druhů, střední u tetraploidních druhů a nejnižší u pšenice ozimé. Rychlosti silně záporně korelovaly s listovou plochou, šířkou listu a průměrnou plochou na mezofylovou buňku a příznivě korelovaly s četností stomat a počtem listových cév na mm šířky listu. Rozdíly mohou být přisuzovány odlišné ploeditě rostlin.

Praporcový list je běžně považován hlavním zdrojem dusíku v zrně. Během reprodukční fáze, však mohou dusík vyvíjejícím se zrnům dodávat i jiné orgány než praporcový list. Nicméně podíl klasu a dalších orgánů na přísunu dusíku do rostoucích zrn zůstává nejasný (Sanchez-Bragado et al. 2017).

V dnešní době se má za to, že klas společně s praporcovým listem hraje hlavní roli jako zdroj asimilátů během plnění zrna u C_3 obilovin (Sanchez-Bragado et al. 2014). Období plnění zrna je charakterizováno rychlou syntézou, transportem a skladováním sacharidů, mastných kyselin a bílkovin v endospermu (Abebe et al. 2009).

V C_3 obilovinách, jako je pšenice a ječmen, je plnění zrna udržováno současnou fotosyntézou horních částí rostliny, tj. praporcových a tzv. posledních listů, fotosyntézou klasu a redistribucí asimilátů uložených ve stonku (Maydup et al. 2010). Teprve když aktuální fotosyntéza klesne pod maximální rychlost plnění jádra, začne mobilizace zásob ze stonku (Slewiniski, 2012).

U pšenice (*Triticum aestivum* L.) tvoří mobilizace zásob 15 až 30 % sušiny semen, zatímco u ječmene, (*Hordeum vulgare* L.) je její podíl menší než 8 % (Abebe et al. 2009).

A u pšenice chlebové a tvrdé se podíl remobilizace stonkových asimilátů pohybuje od 10 % do 50 % konečné hmotnosti jádra v závislosti na genotypu a vodním režimu.

Ačkoliv několik studií analyzovalo fotosyntézu klasu z fyziologického hlediska, její podíl na plnění zrna není zcela jasný. Ve skutečnosti je ve srovnání s jinými zdroji asimilátů, fotosyntetický příspěvek zelených částí klasu (plev, plušek, osin a perikarpu) méně prozkoumán. Výnos zrna pšenice bývá často limitován spíše silou sinku než dostupností asimilátů (Maydup et al. 2010). U obilovin jsou významnými faktory určujícími aktivitu sinků koncentrace sacharidů, jako jsou fruktan, škrob a sacharóza (Shao et al. 2021). Přestože toto omezení v důsledku kapacity sinku závisí na prostředí, pokud je během plnění zrna asimilátů nadbytek, může mít fotosyntéza částí klasu menší význam (Maydup et al. 2010).

K odhadu fotosyntetického podílu klasu na plnění zrna byly používány různé přístupy, jedním z nich je zastínění klasů, kdy klasy vyrůstají na plném slunečním světle a zbytek porostu je zastíněn síťovinou. Dalším je použití inhibitorů fotosyntézy jako je DCMU (Tambussi et al. 2021), což je specifický inhibitor fotosyntetického systému II (Maydup et al., 2010).

Dalším způsobem je odhad pomocí izotopového rozlišení ^{13}C , nicméně pokud jde o první metodu (tj. zastínění klasu), ta byla k vyhodnocení fotosyntetického příspěvku používána nejčastěji. Běžně se klas během plnění zrna zakrývá hliníkovou fólií s vloženými otvory, aby se

zabránilo přehřátí a hromadění plynů, jako je etylen. Je nezbytné, aby ošetření začalo 7-10 dní po metání (antéze), aby nedošlo ke snížení potenciální hmotnosti zrna. Zvýšení teploty může být nedostatkem této metody (Tambussi et al. 2021).

Nicméně jednotlivé poměry asimilátů na plnění zrna z výše uvedených zdrojů, nejsou zcela dobře prozkoumány, důvodem jsou metodická omezení. Tato metodická omezení jsou těsně spjata s určením množství a oddělením fotosyntézy klasu od asimilátů, které pocházejí z listů a jsou retranslokovány během plnění zrna (Sanchez-Bragado et al. 2016). Ve skutečnosti je při srovnání s listy fotosyntetický příspěvek klasů méně probádán a stále zůstává nejasný, zejména pak v polních podmínkách (Sanchez-Bragado et al. 2016; Maydup et al. 2014).

Sanchez-Bragado et al. (2014) také uvádí že invazivní povaha většiny dostupných metodik však v tomto ohledu brání dosažení přesvědčivých výsledků. Tito autoři ve své studii porovnávali složení izotopů uhlíku $\delta^{13}\text{C}$ v jeho přirozeném množství ve frakcích rozpustných ve vodě v čepeli praporcového listu a v klasu se složením izotopů uhlíku zralých zrn, aby bylo možné posoudit relativní podíl obou orgánů na plnění zrna u pšenice tvrdé (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). Relativní podíl klasu byl vyšší u krajových odrůd ve srovnání s moderními kultivary, stejně tak jako při reakci na hnojení dusíkem a vodní stres. Ve srovnání s listovou čepelí byl příspěvek klasu vyšší jak u krajových, tak moderních odrůd, jenomže autoři nebrali v potaz asimiláty pocházející ze stonku a ostatních listů.

Osiny jsou štětinovitá prodloužení pluch na klasu. Mají schopnost fotosyntézy a obsahují cévní svazky. Jejich přítomnost tedy může zlepšovat alokaci sacharidů do zbytku klasu. Kromě toho, že osiny jsou xeromorfní, mohou mít zvláštní význam pro zvýšení fotosyntézy klasu ve stresových podmínkách (Bragado et al. 2023).

Například Evans et al (1972) uvádějí, že sucho zvýšilo část asimilátů, které se podílejí na plnění zrna fotosyntézou klasu, z 13 % na 24 % u klasů bez osinek a z 34 % na 43 % u klasů s osinkami. Tito autoři dále uvádějí že v podmínkách zavlažování však osinky nezvýšily výnos zrna, a ani nepůsobily na zvýšení počtu zrn na klas.

Fotosyntetické orgány klasu mohou fixovat atmosférický CO_2 anebo opětovně fixovat CO_2 respirovaný rostoucími zrny. Nicméně je zřejmé, že osiny představují hlavní část klasu, která se podílí na čisté fixaci atmosférického CO_2 (Maydup et al. 2010).

Osiny také mohou zvýšit množství světelné energie absorbované rostlinou a usnadnit větší tok CO_2 . Osinky zvětšují povrch klasu z 36 % na 59 %, což vede k tomu, že osinaté klasy zachytí v průměru o 4 % více slunečního záření. Nicméně jejich vliv na výnos zrna a hmotnost zrna silně závisí na genetickém původu, na délce a funkčnosti osin a na podmínkách prostředí během období plnění zrna (Motzo & Giunta 2002).

Blum (1985) uvádí, že v závislosti na druhu se osinky podílejí na celkové výměně uhlíku v klasu u pšenice v rozmezí 40–80 %. Ziegler-Jöns (1989), uvádí že osinky u ječmene přispívají z celkového příjmu CO_2 klasem 87-90 %.

Stále se vedou spory o tom, zda v klasech obilovin C_3 existuje určitý stupeň fotosyntetického metabolismu C_4 , či nikoliv. V této souvislosti byla zkoumána výměna CO_2 a počáteční produkty fotosyntézy u praporcových listových čepelích a v různých částech klasu dvou odrůd pšenice tvrdé a ječmene šestiřadého. Autoři tohoto experimentu však zjistili, že

všechny tkáně asimilovaly CO₂ převážně Calvinovým (C₃) cyklem, s pouze malou fixací ¹⁴CO₂ (izotop oxidu uhličitého) na kyseliny C₄ malát a aspartát (10 % či méně). Tyto souhrnné údaje podporují závěr, že v klasových částech těchto C₃ obilovin je fotosyntetický metabolismus C₄ nulový (Bort et al. 1995).

Rangan et al. (2016), však uvádějí, že v genomu pšenice byly identifikovány geny specifické pro fotosyntézu C₄ a bylo zjištěno, že jsou přednostně exprimovány ve fotosyntetickém oplodí u obilky pšenice.

Duffus & Rosie (1973), objevili, že v perikarpu ječmene je přítomen enzym fosfoenolpyruvátkarboxyláza, který je při fixaci oxidu uhličitého stokrát aktivnější než Rubisco. Rostliny s C₄ fotosyntézou mají výhody v extrémních růstových podmínkách, jako je vysoká teplota a suchem vyvolaný stres (Lara et al. 2006).

Enzymy C₄ rostlin jsou přítomny v C₃ rostlinách a podílejí se na nefotosyntetickém metabolismu. Aktivita C₄ fotosyntetických enzymů a byla prokázána v praporcových listech pšenice a v klasových listenech vystavených vodnímu deficitu. Jejich studie dále naznačuje, že fotosyntetické enzymy C₄ pozitivně přispívají k odolnosti klasových listenů pšenice proti suchu. Když jsou průduchy uzavřeny a fotosyntéza je snížena při nedostatku vody, obnovení respirovaného CO₂ pomocí enzymu PEP (fosfoenolpyruát) bude pravděpodobně hrát významnou roli (Zhang et al. 2019).

4 Metodika

V rámci experimentu byly rostliny pšenice seté kultivaru Alicia (*Triticum aestivum*) a ječmene jarního kultivaru Overture (*Hordeum vulgare*) vypěstovány v plastových nádobách v běžném zahradním substrátu v tepelně kontrolovaných podmínkách skleníku, v areálu České zemědělské univerzity v rámci Katedry botaniky a fyziologie rostlin, Fakulty agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů.

Během celého růstu a vývoje rostlin byla uskutečňována morforegulace (CCC), aby bylo zamezeno poléhání a lámavosti stébel, dále byla zajištěna optimální minerální výživa prostřednictvím Hauglandova živného roztoku a rovněž byla prováděna ochrana podle potřeby rostlin. Koncentrace CCC byla 3,8 ml/ litr, aplikováno bylo 50 ml roztoku na jednu nádobu. Hoaglandův roztok – složení v jednom litru obsahovalo:

0,506 g dusičnan draselný, 0,821 g dusičnan vápenatý, 0,136 g dihydrogenfosforečnan draselný, 0,120 g síran hořečnatý, 0,0028 g kyselina boritá, 0,0018 g tetrahydrát chloridu manganatého, 0,0002 g heptahydrát síranu zinečnatého, 0,0001 g pentahydrát síranu měďnatého (modrá skalice), 0,000025 g molybdenan sodný a 0,0078 g síran železnatý.

Tento živný roztok, byl aplikován v množství 100 ml na jednu nádobu.

Ke sledování výměny plynů bylo použito zařízení LCpro+. Heteroatomické molekuly, jako jsou CO₂, H₂O, NO a NH₃, absorbují infračervené záření ve specifických submilimetrových infračervených vlnových délkách (Hunt 2003). Z čehož vychází podstata zařízení, kdy oxid uhličitý absorbuje energii v infračervené oblasti vlnových délek, v takovém poměru, který je úměrný koncentraci plynu. Zkoumaný vzorek plynu proudí trubicí, nebo buňkou. Zdroj infračerveného záření je veden dolů do komory, kdy tato komora je pozlacena, což má za důsledek maximalizaci zdroje. Polovodičový detektor na přijímacím konci komory měří amplitudu signálu infračerveného záření. Pokud je ve vzorku plynu přítomen oxid uhličitý, jeho amplituda se sníží.

Předmětem měření byl pouze jediný fyziologický parametr, a to čistá rychlost asimilace A [v $\mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$ na orgán]. Rostliny byly měřeny v ranních hodinách od 9–11 hodin, kdy rychlosti asimilace dosahují nejvyšších hodnot. Pozornost byla směřována na praporcové a podpraporcové listy a klasy pšenice seté a ječmene jarního, kdy cílem bylo změřit a následně porovnat čistou rychlost fotosyntézy [A] u výše zmíněných orgánů těchto obilovin.

Listy byly měřeny po vymetání klasu přímo na katedře za běžné koncentrace CO₂ a na zařízení LCpro+ byla přednastavena hodnota ozáření 650 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Klasy byly měřeny ve stejnou dobu také přímo na katedře uvnitř růstové komory po vymetání, kde byla hodnota ozáření 430 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a teplota 22 °C. Měření probíhalo pokaždé u 5 vybraných rostlin odpovídajícího stupně vývoje, kdy sledované parametry se ukládali vždy po 1minutovém

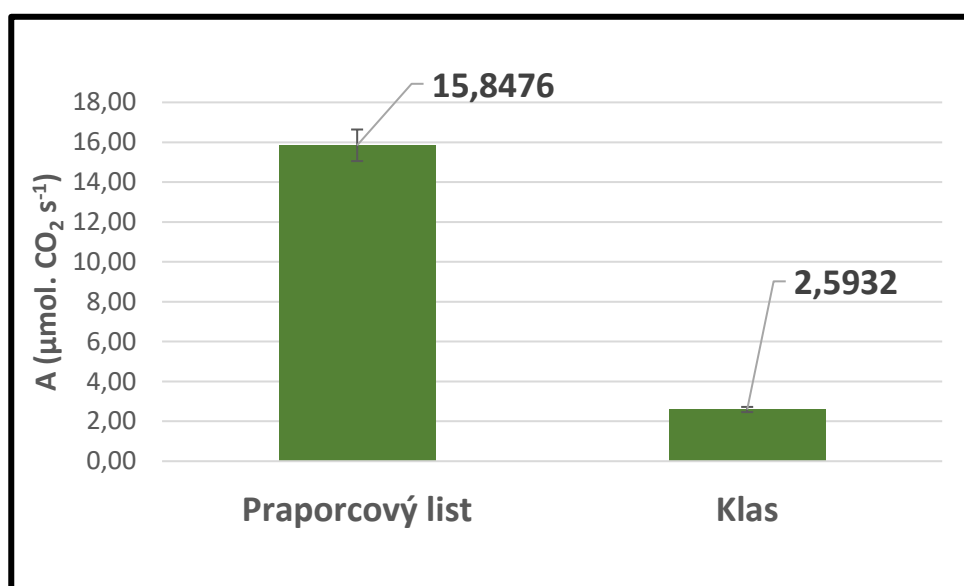
intervalu měření. U listů jeden záznam probíhal po dobu 15 minut a u klasů jeden záznam probíhal po dobu 45 minut.

Rozdíly mezi průměrem opakování byly testovány prostřednictvím Tukeyho HSD testu. Při měření klasů byly celé rostliny umístěny v růstové komoře a samotné klasy byly ještě uzavřeny v malé komůrce, díky čemuž mohlo být uskutečněna měření výměny plynů přímo na celý klas.

5 Výsledky

Obrázek 2 zobrazuje porovnání čisté rychlosti asimilace (A) u klasu a praporcového listu pšenice. Hodnoty vycházejí z průměrných hodnot měření po 5 opakováních. Z grafu je patrné, že naměřené parametry se významně liší, kdy rychlost asimilace praporcového listu dosahovala $15,8476 \mu\text{mol s}^{-1}$ a rychlost fotosynézy klasu $2,5932 \mu\text{mol s}^{-1}$, což je přibližně 6krát méně ve srovnání s hodnotami naměřenými u praporcového listu.

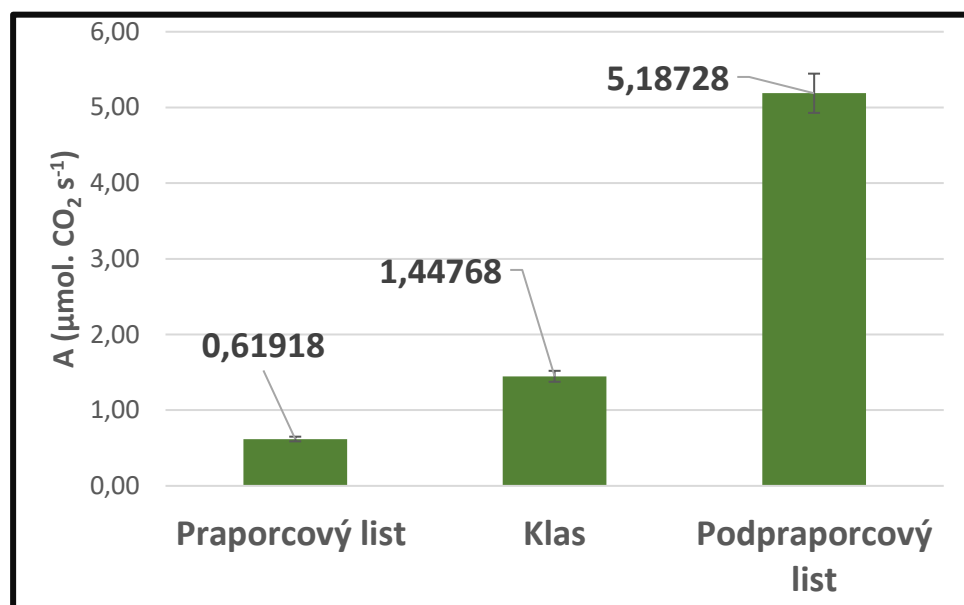
Obrázek 2



V obrázku 3 je zobrazeno porovnání čisté rychlosti asimilace (A) u klasu, praporcového a podpraporcového listu ječmene. Hodnoty vycházejí z průměrných hodnot měření po 5 opakováních. Rychlost asimilace u praporcového listu vykazovala hodnotu $0,61918 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$, dále byla u klasu naměřena hodnota $1,44768 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$ a praporcového listu byla naměřena hodnota $5,18728 \mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$.

V obrázku 3 je možné pozorovat významné rozdíly, kdy nejvyšší rychlost asimilace vykazoval podpraporcový list, poté následoval praporcový list a nejmenší hodnota fotosyntetické asimilace byla zaznamenána v klasu. Kdy klas představuje 27,90 % z rychlosti asimilace podpraporcového listu a praporcový list tvoří 42,77 % z rychlosti fotosyntézy klasu.

Obrázek 3



6 Diskuze

Fotosyntéza je proces, při kterém organismy přeměňují energii světelného záření na energii chemickou ve formě redukční energie (jako NADPH nebo NADH) a ATP a využívají tyto chemické látky k fixaci oxidu uhličitého a redukci při vzniku sacharidů (Bowyer & Leegood 1997). Fotosyntéza je také hlavním činitelem určujícím výnos plodin a efektivnost, s jakou plodina zachycuje světlo a přeměňuje ho na biomasu v průběhu vegetačního období, je klíčovým faktorem, který určuje finální výnos, biomasy či zrna (Simkin et al 2019).

A neboli rychlost fotosyntézy (asimilace) je hnací silou veškerého růstu rostlin, celková produkce biomasy (ted i zrna) rostlin je určována procesy integrovanými v porostu, hlavně intercepcí slunečního záření, indexem listové plochy (LAI), architekturou porostu a také délkou trvání listové plochy (LAD) (Lawlor 1995).

Optické vlastnosti listů v oblasti PAR závisí na řadě faktorů, jako jsou podmínky záření, druh, tloušťka, struktura povrchu listů, obsah chlorofylu a karotenoidů v listech, obsah sušiny na jednotku plochy a vnitřní struktura listu (Racz et al. 2022).

V hustém porostu pšenice je značná část dopadajícího záření zachycena klasou, kdy hodnoty se obvykle pohybují od 25 do 40 % v závislosti na architektuře klasů (Reynolds et al. 2012). Čistá fotosyntéza klasů a praporcových listů mezi metáním klasu a zralostí tvoří hlavní část na konečné hmotnosti sušiny zrna polního ječmene a pšenice (Mogensen et al. 1994).

Molero & Reynolds (2020), ve svém experimentu měřili rychlost fotosyntézy klasu a praporcového listu ve třech skupinách linií pšenice jarní a uvádí, že průměrná asimilační rychlost u všech 3 skupin byla vyšší (28,2; 25,6; 25,9 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) u praporcových listů oproti porovnání s klasou (15,7; 11,6; 13,5 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$).

Důvodem, proč se hodnoty markantně liší, může být genetická variabilita měřených linií, a také výrazně větší soubor rostlin, u kterých byla rychlost asimilace u těchto orgánů sledována. I v našem pokusu byla fotosyntéza u pšenice praporcového listu vyšší oproti klasu. Nicméně tuto skutečnost nemohou potvrdit výsledky ječmene, které ukazují, že nejvíce fotosynteticky aktivním orgánem byl podpraporcový list (5,18728 $\mu\text{mol s}^{-1}$), a naopak nejméně aktivním se ukázal být praporcový list (0,61918 $\mu\text{mol s}^{-1}$).

Z dalších autorů můžeme uvést Tian et al. (2022), kteří sledovali rychlost fotosyntézy u praporcového listu a fotosyntetickou asimilaci jednotlivých orgánů laty ovsa (*Avena sativa*), kdy tato rychlost (15,596 $\mu\text{mol s}^{-1}$) je u listu shodná s rychlostí asimilace praporcového listu pšenice (15,8476 $\mu\text{mol s}^{-1}$) v našem experimentu a zároveň je podstatně vyšší než rychlost asimilace klasu pšenice (2,5932 $\mu\text{mol s}^{-1}$) a také klasu ječmene (1,44768 $\mu\text{mol s}^{-1}$). Zajímavou skutečností ovšem je, že tito autoři také uvádí, že fotosyntetická asimilace samotné plevy ovsa

byla $3,459 \mu\text{mol s}^{-1}$, což je při porovnání s výsledky v našem experimentu vyšší než rychlost asimilace celého klasu, jak u pšenice ($2,5932 \mu\text{mol. s}^{-1}$), tak i u ječmene ($1,44768 \mu\text{mol. s}^{-1}$) Tito autoři také dále sledovali fotosyntetickou asimilaci pluchy ($1,786 \mu\text{mol. s}^{-1}$), kdy tento samotný orgán vykazoval přibližně stejné hodnoty, které máme naměřeny u klasu ječmene ($1,44768 \mu\text{mol. s}^{-1}$).

Nicméně tento konsensus, kdy vyšších hodnot rychlosti asimilace dosahuje právě praporcový list, ve srovnání s klasem, nesdílí všichni autoři. Například, Abbad et al. (2004) zaznamenali rychlost asimilace praporcového listu a klasu u pšenice tvrdé (*Triticum durum*) u různých genotypů a uvádí, že rychlost asimilace byla vyšší v klasech, ($31 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) při komparaci s praporcovými listy ($24,47 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$).

Tento trend, podporují i výsledky naměřené v našem experimentu, kdy rychlost asimilace klasu ječmene byla při srovnání přibližně dvojnásobná ($1,44768 \mu\text{mol s}^{-1}$), než byla A praporcového listu ($0,61918 \mu\text{mol s}^{-1}$) Jak již bylo uvedeno, u výsledků A pšenice je tomu naopak.

Klas může být mimořádně důležitý při vysokých teplotách a suchu vzhledem ke svým specifickým strukturálním vlastnostem tohoto orgánu, jako je hydraulická izolace od zbytku rostliny při nízkém vodním potenciálu a nižší hustotě stomat v porovnání s listy (Reynolds et al. 2012).

Části klasu, včetně zeleného oplodí, mohou recyklovat oxid uhličitý uvolněný dýcháním rostoucích zrn a dalších heterotrofních tkání, což je dobře zdokumentovaný proces u C_3 obilovin, zejména u pšenice, tak i u ječmene (Kriedemann, 1966; Bort et al. 1996; Gebbing & Schnyder, 2001).

Refixace CO_2 je naprosto nezávislá na vnějších zdrojích oxidu uhličitého, a proto je mnohem méně ovlivněna environmentálním stresem. Také degradace složek chloroplastu a pokles fotosyntetické schopnosti jsou v klasu ve srovnání s praporcovým listem opožděny, což z klasu tvoří tzv. "stay-green" orgán, který může pokračovat v asimilaci oxidu uhličitého i v pozdním období plnění zrna (Maydup et al. 2010).

Podobné výsledky jako Abbad et al. (2004) uvádí i Mogensen et al. (1994), kteří zaznamenali rychlost fotosyntézy praporcového listu a klasu u ječmene v pozdní fázi plnění zrna, kdy rychlost asimilace klasu byla vyšší ($18 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) než asimilace praporcového listu ($14 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) Jak již bylo uvedeno, tento trend naznačují i naše výsledky u ječmene.

Dále také zaznamenali fotosyntézu klasu a praporcového listu pšenice zimní Lili et al. 2018, kteří uvádí, že rychlost asimilace praporcového listu byla vyšší ($17 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) než fotosyntéza klasu ($5,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Z dalších autorů, kteří sledovali rychlost fotosyntézy praporcového listu a klasu u pšenice zimní v kontrolovaných podmínkách může být uveden Ding et al. (2018).

Stejně jako ostatní autoři, vyjma Mogensena et al. (1994) a Abbada et al. (2004), i tito potvrzují skutečnost, že rychlost asimilace byla vyšší v praporcových listech než v klasech, což také dokládají i výsledky pro pšenici v našem experimentu a zároveň vyvrací výsledky fotosyntetické asimilace ječmene, kde se, jako nejvíce fotosynteticky aktivním orgánem ukázal být podpraporcový list.

7 Závěr

- Cílem této práce bylo porovnat rychlost asimilace u praporcového listu a klasu u pšenice a ječmene. Hypotéza, ze které jsme vycházeli byla taková, že rychlost asimilace u praporcového listu bude převyšovat rychlost asimilace v klasu.
- Tato hypotéza byla následně na základě výsledků rychlosti fotosyntézy potvrzena u pšenice, kdy rychlost asimilace praporcového listu byla ve srovnání s klasem přibližně šetkrát vyšší. Tento fakt také podporují výsledky jiných autorů, kteří v minulosti svým průzkumem k této problematice přispěli.
- U ječmene byla včetně rychlosti asimilace praporcového listu a klasu, sledována i rychlost fotosyntézy podpraporcového listu. I u této vzorové rostliny panovala hypotéza, že asimilační rychlost bude vyšší v praporcovém listu.
- Výsledky však ukázaly, že orgánem s nejvyšší rychlostí asimilace byl podpraporcový list, nicméně to lze přikládat jeho ploše, která je oproti praporcovému listu u ječmene relativně větší. Výsledky rychlosti asimilace podpraporcového listu osmkrát překonaly rychlost asimilace u praporcového listu. Praporcový list dosahoval přibližně poloviny rychlosti fotosyntézy v klasu.
- Závěrem je nutné podotknout, že výsledky obdržené v této práci však zůstávají velmi relativní, prvním důvodem je malý počet vzorků měření, ze kterého nelze vyvodit objektivní závěry, druhým metoda a doba měření, kterou jsme pro tento pokus zvolili a také je evidentní, že tyto výsledky nejsou relevantní fotosyntéze rostlin v proměnlivých polních podmínkách.

8 Literatura

- ABBAD, Hanane, EL JAAFARI, Samir, BORT, Jordi a ARAUS, Jose, 2004. Comparison of flag leaf and ear photosynthesis with biomass and grain yield of durum wheat under various water conditions and genotypes. 1 leden 2004. Vol. 24. DOI 10.1051/agro:2003056.
- ABEBE, Tilahun, WISE, Roger a SKADSEN, Ronald, 2009. Comparative Transcriptional Profiling Established the Awn as the Major Photosynthetic Organ of the Barley Spike While the Lemma and the Palea Primarily Protect the Seed. *The Plant Genome Journal*. 1 listopad 2009. Vol. 2. DOI 10.3835/plantgenome.2009.07.0019.
- ALI, Guendouz, GUESSOUM, S., MAAMRI, Kelthoum, BENIDIR, Mohamed a HAFSI, M., 2013. Flag leaf Reflectance Efficiency as Indicator for Drought Tolerance in Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Under Semi Arid Conditions. *International journal of Agronomy and Plant Production*. 23 květen 2013. Vol. 4, pp. 1204–1215.
- ALLAKHVERDIEV, Suleyman I., KRESLAVSKI, Vladimir D., KLIMOV, Vyacheslav V., LOS, Dmitry A., CARPENTIER, Robert a MOHANTY, Prasanna, 2008. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research*. 1 říjen 2008. Vol. 98, no. 1, pp. 541–550. DOI 10.1007/s11120-008-9331-0.
- AL-RAJAB, Dr Jasim Mohammed, 2021. Chapter 3 Environmental Temperature and Crop Production. 2021.
- ASHRAF, M. a HARRIS, P. J. C., 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 1 červen 2013. Vol. 51, no. 2, pp. 163–190. DOI 10.1007/s11099-013-0021-6.
- AUSTIN, R. B., MORGAN, C. L., FORD, M. A. a BHAGWAT, S. G., 1982. Flag Leaf Photosynthesis of *Triticum aestivum* and Related Diploid and Tetraploid Species. *Annals of Botany*. 1 únor 1982. Vol. 49, no. 2, pp. 177–189. DOI 10.1093/oxfordjournals.aob.a086238.
- BALLA, Krisztina, BENCZE, Szilvia, BÓNIS, Péter, ÁRENDÁS, Tamás a VEISZ, Ottó, 2014. Changes in the photosynthetic efficiency of winter wheat in response to abiotic stress. *Central European Journal of Biology*. 1 květen 2014. Vol. 9, no. 5, pp. 519–530. DOI 10.2478/s11535-014-0288-z.
- BLUM, A., 1985. Photosynthesis and Transpiration in Leaves and Ears of Wheat and Barley Varieties. *Journal of Experimental Botany*. 1 březen 1985. Vol. 36, no. 3, pp. 432–440. DOI 10.1093/jxb/36.3.432.
- BORT, J., BROWN, R. H. a ARAUS, J. L., 1995. Lack of C₄ photosynthetic metabolism in ears of C₃ cereals. *Plant, Cell & Environment*. 1995. Vol. 18, no. 6, pp. 697–702. DOI 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00571.x.
- BORT, Jordi, BROWN, R. Harold a ARAUS, José Luis, 1996. Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals. *Journal of Experimental Botany*. 1 říjen 1996. Vol. 47, no. 10, pp. 1567–1575. DOI 10.1093/jxb/47.10.1567.

- BOWES, G., 1991. Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant, Cell & Environment*. 1991. Vol. 14, no. 8, pp. 795–806. DOI 10.1111/j.1365-3040.1991.tb01443.x.
- BOWYER, J. R. a LEEGOOD, R. C., 1997. 2 - Photosynthesis. In: DEY, P. M. a HARBORNE, J. B. (ed.), *Plant Biochemistry*. online. London: Academic Press. pp. 49–p4. ISBN 978-0-12-214674-9.
- BRÉDA, N. J. J., 2008. Leaf Area Index. In: JØRGENSEN, Sven Erik a FATH, Brian D. (ed.), *Encyclopedia of Ecology*. online. Oxford: Academic Press. pp. 2148–2154. ISBN 978-0-08-045405-4.
- BRODERSEN, CRAIG R., VOGELMANN, THOMAS C., WILLIAMS, WILLIAM E. a GORTON, HOLLY L., 2008. A new paradigm in leaf-level photosynthesis: direct and diffuse lights are not equal. *Plant, Cell & Environment*. 2008. Vol. 31, no. 1, pp. 159–164.
- CAMPILLO, Carlos, FORTES, Rafael, PRIETO, Maria del Henar, CAMPILLO, Carlos, FORTES, Rafael a PRIETO, Maria del Henar, 2012. *Solar Radiation Effect on Crop Production*. online. IntechOpen. ISBN 978-953-51-0384-4.
- DE BANG, Thomas Christian, HUSTED, Søren, LAURSEN, Kristian Holst, PERSSON, Daniel Pergament a SCHJOERRING, Jan Kofod, 2021. The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytologist*. 2021. Vol. 229, no. 5, pp. 2446–2469. DOI 10.1111/nph.17074.
- DEMMIG-ADAMS, B a ADAMS, W W, 1992. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1992. Vol. 43, no. 1, pp. 599–626. DOI 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123.
- DING, H., LIU, D., LIU, X., LI, Y., KANG, J., LV, J. a WANG, G., 2018. Photosynthetic and stomatal traits of spike and flag leaf of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit. *Photosynthetica*. 1 červen 2018. Vol. 56, no. 2, pp. 687–697. DOI 10.1007/s11099-017-0718-z.
- DUFFUS, C. M. a ROSIE, R., 1973. Some enzyme activities associated with the chlorophyll containing layers of the immature barley pericarp. *Planta*. 1 září 1973. Vol. 114, no. 3, pp. 219–226. DOI 10.1007/BF00389037.
- DURAND, Maxime, MURCHIE, Erik H., LINDFORS, Anders V., URBAN, Otmar, APHALO, Pedro J. a ROBSON, T. Matthew, 2021. Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agricultural and Forest Meteorology*. 15 prosinec 2021. Vol. 311, pp. 108684.
- EVANS, L. T. a RAWSON, H. M., 1970. Photosynthesis and Respiration by the Flag Leaf and Components of the Ear During Grain Development In Wheat. *Australian Journal of Biological Sciences*. 1970. Vol. 23, no. 2, pp. 245–254. DOI 10.1071/bi9700245.
- GAMAGE, Dananjali, THOMPSON, Michael, SUTHERLAND, Mark, HIROTSU, Naoki, MAKINO, Amane a SENEWEERA, Saman, 2018. New insights into the cellular mechanisms of plant growth at elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *Plant, Cell & Environment*. červen 2018. Vol. 41, no. 6, pp. 1233–1246. DOI 10.1111/pce.13206.
- GÁMEZ, Angie L., VICENTE, Rubén, SANCHEZ-BRAGADO, Rut, JAUREGUI, Iván, MORCUENDE, Rosa, GOICOECHEA, Nieves a ARANJUELO, Iker, 2020. Differential Flag Leaf and Ear Photosynthetic Performance Under Elevated (CO₂) Conditions During

- Grain Filling Period in Durum Wheat. *Frontiers in Plant Science*. online. 2020. Vol. 11. Získáno z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.587958>
- GEBBING, Thomas a SCHNYDER, Hans, 2001. ¹³C Labeling kinetics of sucrose in glumes indicates significant refixation of respiratory CO₂ in the wheat ear. *Functional Plant Biology*. 2001. Vol. 28, no. 10, pp. 1047–1053. DOI 10.1071/pp01072.
- GU, Lianhong, BALDOCCHI, Dennis, VERMA, Shashi B., BLACK, T. A., VESALA, Timo, FALGE, Eva M. a DOWTY, Pete R., 2002. Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 2002. Vol. 107, no. D6, pp. ACL 2-1-ACL 2-23.
- GURURANI, Mayank Anand, VENKATESH, Jelli a TRAN, Lam Son Phan, 2015. Regulation of Photosynthesis during Abiotic Stress-Induced Photoinhibition. *Molecular Plant*. 7 září 2015. Vol. 8, no. 9, pp. 1304–1320. DOI 10.1016/j.molp.2015.05.005.
- HABASH, Dimah Z., PAUL, Matthew J., PARRY, Martin A. J., KEYS, Alfred J. a LAWLOR, David W., 1995. Increased capacity for photosynthesis in wheat grown at elevated CO₂: the relationship between electron transport and carbon metabolism. *Planta*. 1 říjen 1995. Vol. 197, no. 3, pp. 482–489. DOI 10.1007/BF00196670.
- HAJIBOLAND, Roghieh, CHERAGHVAREH, Leila a POSCHENRIEDER, Charlotte, 2017. Improvement of drought tolerance in Tobacco (*Nicotiana rustica* L.) plants by Silicon. *Journal of Plant Nutrition*. 21 červenec 2017. Vol. 40, no. 12, pp. 1661–1676. DOI 10.1080/01904167.2017.1310887.
- HNILIČKA F., BLÁHA L., HNILIČKOVÁ H. (2002): Influence of abiotic stresses on the yield of winter wheat plants. In: Sborn. Ecophysiology of plants stress., Nitra, SPU, 162-163
- HOU, W., SUN, A. H., CHEN, H. L., YANG, F. S., PAN, J. L. a GUAN, M. Y., 2016. Effects of chilling and high temperatures on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in leaves of watermelon seedlings. *Biologia plantarum*. 1 leden 2016. Vol. 60, no. 1, pp. 148–154. DOI 10.1007/s10535-015-0575-1.
- HUANG, Guirong, ZHANG, Xinying, WANG, Zhenzhao, LI, Yuzhong, LIU, Xiaoying, GUO, Rui, GU, Fengxue, LIU, Enke, LI, Shuying, ZHONG, Xiuli a MEI, Xurong, 2023. Plant Architecture Influences the Population Transpiration and Canopy Temperature in Winter Wheat Genotypes. *Agronomy*. 2 březen 2023. Vol. 13, pp. 742. DOI 10.3390/agronomy13030742.
- HUNT, Stephen, 2003. Measurements of photosynthesis and respiration in plants. *Physiologia Plantarum*. březen 2003. Vol. 117, no. 3, pp. 314–325. DOI 10.1034/j.1399-3054.2003.00055.x.
- IVLEV, Alexander, 2014. CARBON ISOTOPE HETEROGENEITY IN PHOTOSYNTHESIZING BIOMASS AND PERSPECTIVES OF ITS APPLICATION IN BIOLOGICAL STUDIES Chapter 4 in monograph: PHOTOSYNTHESIS: FUNCTIONAL GENOMICS, PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND ENVIRONMENTAL ISSUES. In: pp. 71–100. ISBN 978-1-63463-304-8.
- Jones, H.G. 1983 *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, London.

- KRIEDEMANN, PAUL, 1966. The Photosynthetic Activity of the Wheat Ear. *Annals of Botany*. 1 červenec 1966. Vol. 30, no. 3, pp. 349–363. DOI 10.1093/oxfordjournals.aob.a084081.
- LARA, María Valeria, CHUONG, Simon D.X., AKHANI, Hossein, ANDREO, Carlos Santiago a EDWARDS, Gerald E., 2006. Species Having C4 Single-Cell-Type Photosynthesis in the Chenopodiaceae Family Evolved a Photosynthetic Phosphoenolpyruvate Carboxylase Like That of Kranz-Type C4 Species. *Plant Physiology*. 1 říjen 2006. Vol. 142, no. 2, pp. 673–684. DOI 10.1104/pp.106.085829.
- LARCHER, Walter. *Fyziologická ekologie rostlin*. Přeložil Václav BAUER. Praha: Academia, 1988.
- LAWLOR, David W., 1995. Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany*. 1 září 1995. Vol. 46, no. special_issue, pp. 1449–1461. DOI 10.1093/jxb/46.special_issue.1449.
- LILLER, Corinna B., NEUHAUS, René, KORFF, Maria, KOORNNEEF, Maarten a ESSE, Gw, 2015. Mutations in Barley Row Type Genes Have Pleiotropic Effects on Shoot Branching. *PLoS ONE*. 14 říjen 2015. Vol. 10. DOI 10.1371/journal.pone.0140246.
- MAYDUP, M. L., ANTONIETTA, M., GRACIANO, C., GUIAMET, J. J. a TAMBUSI, E. A., 2014. The contribution of the awns of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to grain filling: Responses to water deficit and the effects of awns on ear temperature and hydraulic conductance. *Field Crops Research*. 1 říjen 2014. Vol. 167, pp. 102–111. DOI 10.1016/j.fcr.2014.07.012.
- MAYDUP, M. L., ANTONIETTA, M., GUIAMET, J. J., GRACIANO, C., LÓPEZ, J. R. a TAMBUSI, E. A., 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*. 9 říjen 2010. Vol. 119, no. 1, pp. 48–58. DOI 10.1016/j.fcr.2010.06.014.
- MOGENSEN, V. O., MORTENSEN, G. a JENSEN, C. R., 1994. Photosynthesis of flag leaves and ears of field grown barley during drought. *European Journal of Agronomy*. 1 leden 1994. Vol. 3, no. 2, pp. 111–116. DOI 10.1016/S1161-0301(14)80116-0.
- MOLERO, Gemma a REYNOLDS, Matthew P., 2020. Spike photosynthesis measured at high throughput indicates genetic variation independent of flag leaf photosynthesis. *Field Crops Research*. 15 září 2020. Vol. 255, pp. 107866. DOI 10.1016/j.fcr.2020.107866.
- MOTZO, Rosella a GIUNTA, Francesco, 2002. Awnedness affects grain yield and kernel weight in near-isogenic lines of durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2002. Vol. 53, no. 12, pp. 1285–1293. DOI 10.1071/ar02008.
- MU, Xiaohuan a CHEN, Yanling, 2021. The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry*. 1 leden 2021. Vol. 158, pp. 76–82. DOI 10.1016/j.plaphy.2020.11.019.
- MUHAMMAD, Izhar, SHALMANI, Abdullah, ALI, Muhammad, YANG, Qing-Hua, AHMAD, Husain a LI, Feng Bai, 2021. Mechanisms Regulating the Dynamics of Photosynthesis Under Abiotic Stresses. *Frontiers in Plant Science*. online. 2021. Vol. 11. Získáno z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.615942>

- NAVRÁTIL, Martin, ŠPUNDA, Vladimír, MARKOVÁ, Irena a JANOUŠ, Dalibor, 2007. Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. *Trees*. 1 květen 2007. Vol. 21, no. 3, pp. 311–320. DOI 10.1007/s00468-007-0124-4.
- NOVÁK, J., B. ROVENSKÁ a A. VOLFOVÁ. Strukturální biologie významných obilnin. Vyd. 1. Praha: Vysoká škola zemědělská, 1987.
- PASCUAL, Jesús, RAHIKAINEN, Moona a KANGASJÄRVI, Saijaliisa, 2017. Plant Light Stress. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. online. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 1–6. ISBN 978-0-470-01590-2.
- PFANNSCHMIDT, Thomas a YANG, Chunhong, 2012. The hidden function of photosynthesis: a sensing system for environmental conditions that regulates plant acclimation responses. *Protoplasma*. 1 červen 2012. Vol. 249, no. 2, pp. 125–136. DOI 10.1007/s00709-012-0398-2.
- POWLES, S B, 1984. Photoinhibition of Photosynthesis Induced by Visible Light. *Annual Review of Plant Physiology*. 1984. Vol. 35, no. 1, pp. 15–44. DOI 10.1146/annurev.pp.35.060184.000311.
- QUARRIE, S. A. a JONES, H. G., 1977. Effects of Abscisic Acid and Water Stress on Development and Morphology of Wheat. *Journal of Experimental Botany*. 1 únor 1977. Vol. 28, no. 1, pp. 192–203. DOI 10.1093/jxb/28.1.192.
- RACZ, Ionuț, HIRIȘCĂU, Diana, BERINDEAN, Ioana, KADAR, Rozalia, MUNTEAN, Edward, TRITEAN, Nicolae, RUSSU, Florin, ONA, Andreea a MUNTEAN, Leon, 2022. The Influence of Flag Leaf Removal and Its Characteristics on Main Yield Components and Yield Quality Indices on Wheat. *Agronomy*. říjen 2022. Vol. 12, no. 10, pp. 2545. DOI 10.3390/agronomy12102545.
- RĂDOI, Denis Marian, BONCIU, Elena, PĂUNESCU, Gabriela, ROȘCULETE, Cătălin Aurelian a ROȘCULETE, Elena, 2022. A BRIEF REVIEW ON THE INFLUENCE OF FLAG LEAF ON CEREALS PRODUCTION. *Annals of the University of Craiova – Agriculture, Montanology, Cadastre Series*. 2022. Vol. 52, no. 1, pp. 320–327. DOI 10.1234/aamc.v52i1.1351.
- RAINES, Christine A., 2003. The Calvin cycle revisited. *Photosynthesis Research*. 1 leden 2003. Vol. 75, no. 1, pp. 1–10. DOI 10.1023/A:1022421515027.
- RANGAN, Parimalan, FURTADO, Agnelo a HENRY, Robert J., 2016. New evidence for grain specific C4 photosynthesis in wheat. *Scientific Reports*. 17 srpen 2016. Vol. 6, no. 1, pp. 31721. DOI 10.1038/srep31721.
- REDDY, Attipalli Ramachandra, CHAITANYA, Kolluru Viswanatha a VIVEKANANDAN, Munusamy, 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*. 18 listopad 2004. Vol. 161, no. 11, pp. 1189–1202. DOI 10.1016/j.jplph.2004.01.013.
- REINHARDT, Didier a KUHLEMEIER, Cris, 2002. Plant architecture. *EMBO reports*. 1 říjen 2002. Vol. 3, pp. 846–51. DOI 10.1093/embo-reports/kvf177.

- REYNOLDS, Matthew, FOULKES, John, FURBANK, Robert, GRIFFITHS, Simon, KING, Julie, MURCHIE, Erik, PARRY, Martin a SLAFER, Gustavo, 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant, Cell & Environment*. 2012. Vol. 35, no. 10, pp. 1799–1823. DOI 10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x.
- RICHARDS, Richard A., CAVANAGH, Colin R. a RIFFKIN, Penny, 2019. Selection for erect canopy architecture can increase yield and biomass of spring wheat. *Field Crops Research*. 1 prosinec 2019. Vol. 244, pp. 107649. DOI 10.1016/j.fcr.2019.107649.
- RISTIC, Zoran, BUKOVNIK, Urška, MOMČILOVIĆ, Ivana, FU, Jianming a VARA PRASAD, P. V., 2008. Heat-induced accumulation of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*. 1 únor 2008. Vol. 165, no. 2, pp. 192–202. DOI 10.1016/j.jplph.2007.03.003.
- ROSS, Juhan, 1981. Plant stand architecture, photosynthesis and productivity. In: ROSS, Juhan (ed.), *The radiation regime and architecture of plant stands*. online. Dordrecht: Springer Netherlands. pp. 122–123. Tasks for vegetation sciences 3. ISBN 978-94-009-8647-3.
- SANCHEZ-BRAGADO, Rut, ELAZAB, Abdelhalim, ZHOU, Bangwei, SERRET, Maria Dolors, BORT, Jordi, NIETO-TALADRIZ, Maria Teresa a ARAUS, José Luis, 2014. Contribution of the ear and the flag leaf to grain filling in durum wheat inferred from the carbon isotope signature: Genotypic and growing conditions effects. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2014. Vol. 56, no. 5, pp. 444–454. DOI 10.1111/jipb.12106.
- SANCHEZ-BRAGADO, Rut, MOLERO, Gemma, ARAUS, José L. a SLAFER, Gustavo A., 2023. Awned versus awnless wheat spikes: does it matter? *Trends in Plant Science*. 1 březec 2023. Vol. 28, no. 3, pp. 330–343. DOI 10.1016/j.tplants.2022.10.010.
- SANCHEZ-BRAGADO, Rut, MOLERO, Gemma, REYNOLDS, Matthew P. a ARAUS, Jose Luis, 2014. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}C$. *Journal of Experimental Botany*. 1 říjen 2014. Vol. 65, no. 18, pp. 5401–5413. DOI 10.1093/jxb/eru298.
- SANCHEZ-BRAGADO, Rut, MOLERO, Gemma, REYNOLDS, Matthew P. a ARAUS, Jose Luis, 2016. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation. *Journal of Experimental Botany*. 1 duben 2016. Vol. 67, no. 9, pp. 2787–2798. DOI 10.1093/jxb/erw116.
- SANCHEZ-BRAGADO, Rut, SERRET, M. Dolors a ARAUS, José L., 2017. The Nitrogen Contribution of Different Plant Parts to Wheat Grains: Exploring Genotype, Water, and Nitrogen Effects. *Frontiers in Plant Science*. online. 2017. Vol. 7. [Viděno 9 duben 2023]. Získáno z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.01986>
- SHAO, Ruixin, JIA, Shuangjie, TANG, Yulou, ZHANG, Junjie, LI, Hongwei, LI, Luping, CHEN, Jianhui, GUO, Jiameng, WANG, Hao, YANG, Qinghua, WANG, Yongchao, LIU, Tianxue a ZHAO, Xiang, 2021. Soil water deficit suppresses development of maize ear by altering metabolism and photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*. 1 prosinec 2021. Vol. 192, pp. 104651. DOI 10.1016/j.envexpbot.2021.104651.

- SHARMA, Anket, KUMAR, Vinod, SHAHZAD, Babar, RAMAKRISHNAN, M., SINGH SIDHU, Gagan Preet, BALI, Aditi Shreeya, HANDA, Neha, KAPOOR, Dhriti, YADAV, Poonam, KHANNA, Kanika, BAKSHI, Palak, REHMAN, Abdul, KOHLI, Sukhmeen Kaur, KHAN, Ekhlake A., PARIHAR, Ripu Daman, YUAN, Huwei, THUKRAL, Ashwani Kumar, BHARDWAJ, Renu a ZHENG, Bingsong, 2020. Photosynthetic Response of Plants Under Different Abiotic Stresses: A Review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1 červen 2020. Vol. 39, no. 2, pp. 509–531. DOI 10.1007/s00344-019-10018x.
- SIMKIN, Andrew J, LÓPEZ-CALCAGNO, Patricia E a RAINES, Christine A, 2019. Feeding the world: improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production. *Journal of Experimental Botany*. 20 únor 2019. Vol. 70, no. 4, pp. 1119–1140. DOI 10.1093/jxb/ery445.
- SINHA, Pooja Gokhale, SARADHI, P. Pardha, UPRETY, Dinesh Chandra a BHATNAGAR, Ashok Kumar, 2011. Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthesis and flowering in three wheat species belonging to different ploidy levels. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 1 srpen 2011. Vol. 142, no. 3, pp. 432–436. DOI 10.1016/j.agee.2011.06.017.
- SLEWINSKI, Thomas L., 2012. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *Journal of Experimental Botany*. 1 srpen 2012. Vol. 63, no. 13, pp. 4647–4670. DOI 10.1093/jxb/ers124.
- SWAMI, Sanjay, 2017. Effect of Solar Radiation in Crop Production. In: pp. 103–115. ISBN 978-81-909228-8-3.
- SWAMY, P. M. a SMITH, Bruce N., 1999. Role of abscisic acid in plant stress tolerance. *Current Science*. 1999. Vol. 76, no. 9, pp. 1220–1227.
- TAMBUSSI, Eduardo A, MAYDUP, María L, CARRIÓN, Cristian A, GUIAMET, Juan J a ARAUS, Jose L, 2021. Ear photosynthesis in C₃ cereals and its contribution to grain yield: methodologies, controversies, and perspectives. *Journal of Experimental Botany*. 18 květen 2021. Vol. 72, no. 11, pp. 3956–3970. DOI 10.1093/jxb/erab125.
- TAMBUSSI, Eduardo A., BORT, Jordi, GUIAMET, Juan José, NOGUÉS, Salvador a ARAUS, José Luis, 2007. The Photosynthetic Role of Ears in C₃ Cereals: Metabolism, Water Use Efficiency and Contribution to Grain Yield. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1 březen 2007. Vol. 26, no. 1, pp. 1–16. DOI 10.1080/07352680601147901.
- TAMOI, Masahiro, NAGAOKA, Miki, YABUTA, Yukinori a SHIGEOKA, Shigeru, 2005. Carbon metabolism in the Calvin cycle. *Plant Biotechnology*. 2005. Vol. 22, no. 5, pp. 355–360. DOI 10.5511/plantbiotechnology.22.355.
- THERBY-VALE, Rebecca, LACOMBE, Benoit, RHEE, Seung Y., NUSSAUME, Laurent a ROUACHED, Hatem, 2022. Mineral nutrient signaling controls photosynthesis: focus on iron deficiency-induced chlorosis. *Trends in Plant Science*. 1 květen 2022. Vol. 27, no. 5, pp. 502–509. DOI 10.1016/j.tplants.2021.11.005.
- TIAN, Haoqi, ZHOU, Qingping, LIU, Wenhui, ZHANG, Jing, CHEN, Youjun, JIA, Zhifeng, SHAO, Yuqiao a WANG, Hui, 2022. Responses of photosynthetic characteristics of oat flag leaf and spike to drought stress. *Frontiers in Plant Science*. 28 červenec 2022. Vol. 13. DOI 10.3389/fpls.2022.917528.

- TIAN, Yonghang, ZHANG, Hongyu, XU, Peizhou, CHEN, Xiaoqiong, LIAO, Yongxiang, HAN, Baolin, CHEN, Xiangbin, FU, Xiangdong a WU, Xianjun, 2015. Genetic mapping of a QTL controlling leaf width and grain number in rice. *Euphytica*. 1 březem 2015. Vol. 202, no. 1, pp. 1–11. DOI 10.1007/s10681-014-1263-5.
- TIAN, Yonghang, ZHANG, Hongyu, XU, Peizhou, CHEN, Xiaoqiong, LIAO, Yongxiang, HAN, Baolin, CHEN, Xiangbin, FU, Xiangdong a WU, Xianjun, 2015. Genetic mapping of a QTL controlling leaf width and grain number in rice. *Euphytica*. 1 březem 2015. Vol. 202, no. 1, pp. 1–11. DOI 10.1007/s10681-014-1263-5.
- VOGELMANN, Thomas C. a GORTON, Holly L., 2014. Leaf: Light Capture in the Photosynthetic Organ. In: HOHMANN-MARRIOTT, Martin F. (ed.), *The Structural Basis of Biological Energy Generation*. online. Dordrecht: Springer Netherlands. pp. 363–377. Advances in Photosynthesis and Respiration. ISBN 978-94-017-8741-3.
- WANG, Yang, TONG, Yafei, CHU, Huailiang, CHEN, Xiaomin, GUO, Haipeng, YUAN, Huwei, YAN, Daoliang a ZHENG, Bingsong, 2017. Effects of different light qualities on seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Dendrobium officinale*. *Biologia*. 1 červenec 2017. Vol. 72, no. 7, pp. 735–744. DOI 10.1515/biolog-2017-0081.
- YANG, Yunshan, GUO, Xiaoxia, LIU, Guangzhou, LIU, Wanmao, XUE, Jun, MING, Bo, XIE, Ruizhi, WANG, Keru, HOU, Peng a LI, Shaokun, 2021. Solar Radiation Effects on Dry Matter Accumulations and Transfer in Maize. *Frontiers in Plant Science*. online. 2021. Vol. 12. Získáno z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.727134>
- ZHANG, Li-Tao, ZHANG, Zi-Shan, GAO, Hui-Yuan, XUE, Zhong-Cai, YANG, Cheng, MENG, Xiang-Long a MENG, Qing-Wei, 2011. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves. *Physiologia Plantarum*. 2011. Vol. 143, no. 4, pp. 396–407. DOI 10.1111/j.1399-3054.2011.01514.x.
- ZHANG, Xu, PU, Peng, TANG, Yan, ZHANG, Lixin a LV, Jinyin, 2019. C4 photosynthetic enzymes play a key role in wheat spike bracts primary carbon metabolism response under water deficit. *Plant Physiology and Biochemistry*. 1 září 2019. Vol. 142, pp. 163–172. DOI 10.1016/j.plaphy.2019.06.013.
- ZHANG, Yongping, ZHANG, Yinghua, WANG, Zhimin a WANG, Zhijie, 2011. Characteristics of canopy structure and contributions of non-leaf organs to yield in winter wheat under different irrigated conditions. *Field Crops Research*. 12 září 2011. Vol. 123, no. 3, pp. 187–195. DOI 10.1016/j.fcr.2011.04.014.
- ZHU, Chunwu, ZHU, Jianguo, ZENG, Qing, LIU, Gang, XIE, Zubing, TANG, Haoyan, CAO, Jiling, ZHAO, Xingzeng, ZHU, Chunwu, ZHU, Jianguo, ZENG, Qing, LIU, Gang, XIE, Zubing, TANG, Haoyan, CAO, Jiling a ZHAO, Xingzeng, 2009. Elevated CO₂ accelerates flag leaf senescence in wheat due to ear photosynthesis which causes greater ear nitrogen sink capacity and ear carbon sink limitation. *Functional Plant Biology*. 1 duben 2009. Vol. 36, no. 4, pp. 291–299. DOI 10.1071/FP08269.
- ZIEGLER-JÖNS, Alexander, 1989. Gas exchange of ears of cereals in response to carbon dioxide and light. *Planta*. 1 květen 1989. Vol. 178, no. 1, pp. 84–9 DOI 10.1007/BF00392530.

Zdroje obrázků

<https://adoc.pub/ele-lipnicovite-pohanka-pati-do-eledi-rdesnovitych-botanicka.html>